

9. Fyziologie smyslové soustavy

Smyslová soustava má úzký vztah k nervové soustavě a spolu s ní tvoří - dráždivou soustavu. Smysly představují vstupní kanál nervové soustavy. Úkolem smyslové soustavy je zachycovat vnější podněty, převádět je na elektrochemické signály a umožnit tak jejich vedení a zpracování nervovou soustavou.

Podle druhu podnětu dělíme receptory na:

1. Mechanoreceptory - informují ústředí o pohybu hmot v okolí těla - smysl hmatový, polohový, sluch
2. Termoreceptory - vnímají chlad a teplo
3. Chemoreceptory - vnímají fyzikálně chemické vlastnosti látek: čich (vnímání pachů) a chuť
4. Magnetoreceptory – vnímají magnetické pole (Země)
5. Fotoreceptory - vnímají světlo

Smyslové orgány dělíme na všeobecné smysly (většina mechanoreceptorů, termoreceptorů), které jsou na těle rozptýleny a na speciální smysly (sluch, zrak, chuť, čich), které jsou soustředěny do určitých míst na těle.

9.1. Mechanoreceptory

Jsou drážděny mechanicky z vnějšího prostředí nebo pohybem svalů zevnitř při pohybu, tlaku, vibracích a gravitaci. Mezi mechanoreceptory hmyzu počítáme - dotykové, poziční a sluchové receptory.

1. Dotykové mechanoreceptory - povrch těla je u hmyzu kryt kutikulou, což do značné míry eliminuje vnímání mechanických podnětů vnějšího prostředí. To je prakticky umožněno prostřednictvím specializovaných struktur uzpůsobených k vnímání těchto podnětů. Základním typem takové struktury je - trichoidní senzila (obr. 1 a 2), která se skládá ze smyslového kutikulárního chlupu, vlásku, septa nebo podobného útvaru, který je spojen se senzorickým neuronem, konkrétně jeho dendritickým výběžkem. Okolo této struktury dále nalézáme - trichogenní a tormogenní buňky. Funkce trichoidní senzily spočívá v tom, že mechanickým drážděním chlupu (nebo jemu odpovídajícímu útvaru) dochází k podráždění nervových výběžků sensorického neuronu a vzniku vzruchu o frekvenci, která odpovídá intenzitě podráždění. Na tomto procesu se podílí i pomocné struktury, trichogenní a tormogenní buňky, které zpravidla vytváří v místě dotyku chlupu a výběžku neuronu dutinu vyplněnou tekutinou. Tím dochází k snadnějšímu přenosu signálů. Celá struktura je obklopena epidermálními buňkami.

2. Poziční mechanoreceptory - hmyz musí neustále registrovat polohu svého těla včetně končetin a hlavy v prostoru a vůči zemské gravitaci. Vnímání této informace se označuje jako - propriorecepce. Propriorecepce slouží k informaci nervového ústředí o změnách polohy celého těla nebo jeho částí a slouží tak k udržování tělesné rovnováhy. Podnětem na tyto receptory je gravitace a pohyb těla. Základním typem proprioreceptoru je pozměněná trichoidní senzila (obr. 1), kdy vlastní čivá část (chlup), je změněna na řadu drobných chloupků nebo malou plošku, která je v kontaktu s kutikulou. Stupeň ohnutí kutikuly zajišťuje různou intenzitu dráždění senzoru, a tím monitorování relativní polohy dané části těla.

Druhým typem proprioreceptoru je - tlakový receptor, který má na rozdíl od předchozího typu spojení se svalovými vlákny, jejichž pohyby je drážděn. Tlakový receptor monitoruje takové tělesné funkce jako jsou abdominální nebo střevní pohyby a tlaky nebo ventilační pohyby.

Třetím typem je pak - campanuliformní senzila - (obr. 1 a 2). Je to plochý útvar, který je opatřen čepičkou obklopenou zvýšeným valem z kutikuly. Tyto senzily jsou umístěny ve spojení nohou a křídel, případně na dalších místech spojení dvou článků, jejichž vzájemným pohybem jsou drážděny. Byly identifikovány i v halterách Dipter, kde slouží jako gyroskopický smysl.

3. Sluchové receptory - zvuk je tlakové vlnění šířící se prostorem (vzduchem nebo vodou) prostřednictvím vln. Zvuková frekvence, kterou jsme schopni vnímat je 20 - 20 000 Hz (1 Hz znamená jeden cyklus za sekundu). Hmyz je však na vnímání zvukových vln mnohem citlivější - je schopen vnímat vibrace od velmi nízkých hodnot 1 - 2 Hz až po ultrazvuk do hodnoty 100 kHz. Hmyz vnímá zvuk speciálními sluchovými receptory, které se značně liší od sluchového ústrojí savců. Zvuky hmyz používá k akustické komunikaci, která je často druhově specifická a která má etologický význam související hlavně s pářicím chováním a rozmnožováním vůbec. Dále je schopnost vnímat zvuky využívána k identifikaci predátorů jako jsou např. netopýři. Mnohé druhy Orthopter a Lepidopter jsou schopny vnímat ultrazvukový radar netopýra a vyhnout se tak svému zaměření.

Hmyz je schopen vnímat zvuky v zásadě dvěma způsoby:

a) netympanální recepce - je to primitivní forma vnímání zvuků pomocí trichoidních senzil, které jsou schopny vnímat vibrace způsobené zvuky. Patří sem např. thorakální chlupy housenek (dlouhé 0,5 mm, vnímají zvuky o frekvenci asi 150 Hz). Tento systém funguje u suchozemských druhů pouze na krátké vzdálenosti. U vodního hmyzu ve viskóznějším prostředí je taková senzila drážděna uvedenými nízkofrekvenčními zvuky (vodní plošnice) i na delší vzdálenosti.

Specializované subkutikulární útvary schopné dobře vnímat zvuky se nazývají - chordotonální orgány (obr. 2). Jsou to strunovité útvary napnuté napříč tělními dutinami,

kteře jsou svými konci připevněny na vnitřní plochy ohebných částí kutikuly (**obr. 3**). Kromě vlastních smyslových buněk obsahují řadu podpůrných a krycích buněk, které zajišťují a zefektivňují činnost ústrojí. Celou strukturu takového ústrojí označujeme jako – skolopidium. To se v základní formě skládá ze tří typů lineárně uspořádaných buněk: subtypální buňky umístěné na skolopální buňce spojené s dendrity nervové senzorické buňky. Toto základní schéma je však často modifikováno. Chordotonální orgány se nejčastěji vyskytují v člancích tykadel, končetin nebo u báze křídel.

Všechna imága mají modifikované chordotonální ústrojí ve formě Johnstonova orgánu, který leží v druhém tykadelním článku (pedicelus) a slouží ke zjišťování pasivních pohybů tykadel (při letu) - tedy jako gyroskopický smysl. Po určité modifikaci může Johnstonův orgán sloužit i ke vnímání zvuku (komáři: Culicidae, pakomáři: Chironomidae).

Vnímání vibrací substrátu umožňuje - subgemální orgán, což je to chordotonální orgán umístěný v holeni nohy u většiny druhů hmyzu vyjma Coleopter a Dipter. Obsahuje řadu senzoričských buněk spojených s kutikulou holeně a procházejících tracheou. Je uzpůsoben především ke vnímání vibrací substrátu.

b) tympanální recepce - je zajištěna specializovanými orgány dobře přizpůsobenými ke vnímání zvuků, které se nazývají - tympanální orgány (**obr. 4**). Vyskytují se v hrudi, holeních předního páru nohou, abdomenu, křídlech. Skládají se z bubínku, rezonátoru a sluchových buněk. Bubínek je vyvinut v podobě tenké blány napnuté na chitinovém rámečku umístěném na dně krátké chodby. Rezonátor představuje vakovitě rozšířená vzdušnice, na kterou bubínek naléhá. Mezi bubínkem a rezonátorem jsou hřebenovitě uspořádané smyslové buňky - crista acustica. Zvuk prochází otvorem k tympanálnímu orgánu, rozechvívá bubínek a jeho chvění dráždí smyslové buňky. Tympanální orgány se vyskytují u hmyzu, který má schopnost vyluzovat nějaké zvuky - nachází se hlavně u Orthopter .

Produkce zvuku

Nejběžnější způsob produkce zvuku je stridulace, která vzniká pomocí tzv. - stridulačních orgánů, kdy se zvuk vyluzuje třením částí těla o sebe. Produkce zvuku stridulací se vyskytuje u mnoha řádů, nejdokonalejší je však u Orthopter (**obr. 5**). U kobylek se tak děje třením hran předního páru křídel, u sarančat třením předních křídel o pilovité hrany na femurech předního páru nohou atd. Vydávání zvuků a jejich sluchové vnímání souvisí u hmyzu většinou s pohlavním životem. Zvuky vyluzované samci slouží k vábení samic.

Některé druhy hmyzu jsou schopny produkovat nízkofrekvenční zvuky vibrací substrátu - dřeva, půdy nebo rostlin. Tato vibrace se přenáší na tělo příjemce a umožňuje tak akustickou signalizaci nebo komunikaci. Vibrace jsou o značně nízké frekvenci 1 - 5000 Hz a většinou slouží ke komunikaci mezi pohlavími. Jiné druhy hmyzu (krtonožka) může využít substrátu na zvýšení intenzity zvuků vydávaných pomocí stridulace (**obr. 6**).

Jiný způsob produkce zvuků používají cikády (tuto schopnost mají jen samci) a někteří motýli. Spočívá v alternativním smršťování a uvolňování specifických svalů spojených s elastickým kutikulárním útvarem rezonační destičkou („tymbal“) (**obr. 7**) - za produkce modulovatelných pulsů zvuku o frekvenci 4 - 7 kHz, výjimečně až 11-160 kHz. Produkce zvuku zde funguje na stejném principu jako je vydávání zvuku např. promačkáváním víčka plechovky od konzervy. Rezonanční destičku ovládají svaly, které pracují na principu klikového mechanismu (viz kap. 1.2.1.2.2.). Takto produkované zvuky cikád (druhově specifické) jsou slyšitelné na vzdálenost i přes 1 km a jsou vnímány oběma pohlavími.

Zvuk produkují také některé druhy letícího hmyzu např. komáři nebo pakomáři. Je způsoben úderem křídel a je druhově specifický. Samci zpravidla produkují vyšší tóny než samice.

9.2. Termoreceptory

Hmyz je schopen vnímat teplotu nebo její změny. Informace z této oblasti jsou však velmi omezené a často nejsou zcela jasné principy a ani rozmístění receptorů. Receptory pro vnímání teploty jsou často spojeny s hygroreceptory (**obr. 8**) a tyto kombinované senzily se nacházejí na povrchu tykadel. U některých druhů hmyzu (např. u švábů) byly zjištěny termoreceptory na tarsálních člácích.

9.3. Chemoreceptory - chuť a čich

Na rozdíl od obratlovců je u hmyzu použití chemických látek ke komunikaci mnohem rozšířenější, a to především ke komunikaci mezi jedinci téhož druhu. K tomuto účelu slouží především feromony (viz. kap. 10.2.4.). Nejvíce je takový způsob komunikace rozšířen u sociálního hmyzu. Díky tomu je i funkce příslušných receptorů zvláště významná a funguje na vysoké úrovni. Chemické smysly můžeme s jistými výhradami rozdělit na chuťové (kontaktní) a čichové (dálkové). U vodního hmyzu se tento rozdíl do značné míry stírá.

1. Chuťové chemoreceptory musí zachytit a rozpoznat molekulu určité látky a zajistit, aby tato molekula byla schopna depolarizovat membránu nervové buňky a spustit nervový impuls. Chuťové receptory se nacházejí nejčastěji okolo úst, ale i na jiných místech těla - na kladélku, kde se využijí při hledání vhodného substrátu pro kladení vajíček, na tykadlech, která jsou opatřena celou řadou chemo- i mechanoreceptorů, na nohách - zvláště tarsálních člácích, která jsou v kontaktu se substrátem. U motýlů např. stimulace tarsálních chuťových buněk cukrem způsobuje reflexní rozvinutí sosáku. Podobná reakce se vyskytuje i některých much. Jeden typ chemosenzily znázorňuje **obr. 9**.

2. Typický hmyzí chemoreceptor je - čichová senzila (**obr. 10**), která je opatřena jedním nebo častěji velkým množstvím otvorů - pórů. Senzila bývá různého tvaru, ale je vždy uspořádána

tak, aby byly póry snadno permeabilní pro příslušné chemické látky. Póry ústí do vnější komůrky zpravidla vyplněné tekutinou, která navazuje na dendritickou komůrku obsahující dendrity nervové buňky. Čichové senzily se nachází především na tykadlech (**obr. 11**), někdy v obrovské koncentraci, což ohromně zvyšuje množství zachycené látky a tím i citlivost vnímání. Např. každý samec bource morušového má asi 17 000 čichových senzíl, každou až s 3 000 póry o průměru 10 - 15 nm. To dává výsledek neuvěřitelných 45 - 50 miliónů porů na jednoho jedince. Takový orgán stačí pak zaregistrovat třeba i několik molekul feromonu.

9. 4. Magnetický smysl

Magnetický smysl je vyvinut u řady druhů motýlů, švábů, mravenců a včel. Některé druhy hmyzu jsou schopny syntetizovat – magnetické částice – obsahující železo. Syntéza těchto částic probíhá pravděpodobně během metamorfózy v hrudní části tukového tělesa a partikule se hromadí v - trofocytech. Jiné druhy hromadí magnetické částice v – tykadlech.

Mechanismus působení vnímání magnetického pole není znám, i když je přítomnost tohoto smyslu u hmyzu dobře prokázána. K jeho funkci je často nutná přítomnost světla. Magnetický smysl využívají především migrující druhy hmyzu k orientaci v prostoru, dobře je popsán také u včel.

9.5. Fotoreceptory - zraková ústrojí

S výjimkou relativně malého počtu podzemních a endoparazitických druhů je většina druhů hmyzu schopna vidění, protože se u nich utváří dobře vyvinutý systém vnímání světla. Základem schopnosti vidění je přítomnost hlavního funkčního útvaru zrakového ústrojí - čivých výběžků zrakových buněk. Neméně důležitá je přítomnost dioptrického aparátu, a to především čočky, která je schopna promítat světelný obraz na buňky obsahující světločivné chemikálie a zajistit tak interpretaci vizuální informace. Ostatní součásti oka představují pomocné struktury.

Světlo je u hmyzu vnímáno několika způsoby - prostřednictvím dermální detekce, stemat, ocell a složených očí:

1. Dermální vidění - některé druhy hmyzu jsou schopny detekovat světlo přes povrch svého těla bez přítomnosti specializovaných orgánů prostřednictvím receptorů v kutikule. Způsob jejich spojení s mozkem, a tedy způsob vnímání světla jejich prostřednictvím není dosud znám, ale jejich existence je spolehlivě prokázána z pokusů se „slepými“ druhy hmyzu nebo s druhy schopnými vnímat světlo složenými očima, které byly vyřazeny z funkce. Přesto jsou takoví jedinci schopni reagovat na světelné podněty nebo zaznamenávat fotoperiodu.

2. Stemata - (**obr. 12**) jsou světločivné orgány larev holometabolního hmyzu. Nachází se na hlavě a jsou velmi různorodé - od jednoduchých pigmentových skvrn na každé straně

hlavy až po 6 a více větších stemat s množstvím nervových buněk. U jednoduchých stemat kryje vnější kutikulární čočka vnitřní krystalinní čočku sekretovanou třemi specializovanými buňkami. Paprsek usměrněný těmito strukturami dopadá na rhabdom(y) - centrální fotosenzitivní strukturu tvořenou několika retinulovými buňkami. Rhabdom je opatřen mikrovilli, které obsahují vizuální pigment. Vnímání „obrazu“ se realizuje jako sumace vjemů ze všech stemat, z nichž každé zobrazuje jinou část světelného obrazu - obraz je mozaikový. Protože stemata nezajišťují kompletní světelný obraz, je vnímání roztrženo podle počtu stemat. Pohybem hlavy je pak zajištěno „skanování“ okolí, čímž je umožněno vnímání tvarů a snad i vzdáleností a velikostí. Celkový obraz je ale primitivní i proto, že čočky nejsou schopny řádně soustředit světlo na zrakové buňky.

3. Ocelli - (**obr. 12**) mnoho larev hemimetabolního hmyzu, ale především dospělců většiny druhů hmyzu má kromě složených očí i dorzální ocelli. Ve většině případů je to trojice orgánů, ležících na dorzální straně hlavy. Zdá se, že zvyšují schopnost vnímat světlo složenými očima a mají schopnost registrovat cyklické změny v jeho intenzitě a podílí se tak na registraci cirkadiálních rytmů.

Ocellární čočka představuje průhlednou kutikulu překrývající transparentní epidermální buňky, takže světlo může přicházet do skupiny retinulárních buněk, které zpravidla tvoří větší množství rhabdomů. Ocelli neumožňují vidění v pravém slova smyslu, ale jsou citlivé na změny intenzity světla.

4. Složené (facetové) oči - (**obr. 12, 13 a 14**) představují nejdokonalejší typ hmyzího vizuálního orgánu. Nachází se u všech hmyzích dospělců a u nymf hemimetabolního hmyzu. Skládají se z desítek až tisíců omatidií, které představují základní stavební a funkční jednotku složeného oka. Omatidia jsou kuželovitého tvaru zevně přikryta 5 až 6 bokým terčkem z průhledné kutikuly zvaným - faceta, která plní funkci rohovky. Faceta je tvořena pevnou průhlednou hmotou a jejím úkolem je ochrana vnitřních částí oka. Hraje také roli v optickém aparátu omatidia, protože se podílí na koncentraci světla na smyslové buňky. Pod ní jsou 4 křišťálové buňky, které vytváří ve středu omatidia - křišťálový kužel, který plní funkci čočky o stálé ohniskové vzdálenosti. Je obalen dvěma vrstvami pigmentových buněk, které plní funkci clony - propouští jen světlo vhodné intenzity a pod správným úhlem směřují paprsek na smyslové buňky. Pod křišťálovými buňkami jsou soustředěny 4 až 8 buněk zrakových, které vylučují silně světloolomná vlákna tvořící tyčinkovitý útvar opatřený mikrovilli - rhabdom - obsahující oční pigmenty. Ten se spolu se zrakovými buňkami označuje jako - sítnička (retinula). Z báze buněk sítničky vybíhají dostředivá nervová vlákna napojená na - zrakový nerv.

Stavba očí umožňuje hmyzu obrazové vidění - obraz je však mozaikový tj. roztržěn na drobná políčka představující obraz jednoho omatidia. Ve srovnání s okem obratlovce je

rozlišovací schopnost hmyzího oka mnohem nižší. Avšak přítomnost mnoha omatidií umožňuje velmi dobrou percepci především při pohybu hlavy, což je důležité hlavně při letu. Pár složených očí umožňuje značně dokonalé binokulární vnímání vzdáleností, což je nepostradatelné hlavně u predátorů při lovu kořisti.

Hmyz je schopen dobře vnímat také barvy. Tato schopnost je vyvinuta především u opylovačů květin. Schopnost vnímání barev je zajištěna přítomností různých očních pigmentů, které odpovídají různým vlnovým délkám světla (a tedy barvám). Obecně platí, že hmyz hůře vnímá červený konec spektra, kdežto dobře barvy směrem k UV oblasti. Mnoho rostlin, zvláště pak rostlin opylovaných hmyzem, vyzařuje UV světlo, kterým jsou opylovači lákáni. Světlo přicházející z oblohy je polarizované. Některé druhy hmyzu mohou detekovat rovinu polarizovaného světla a využívat toho při navigaci. Na polarizované světlo jsou citlivé hlavně mikrovilli rhabdomu, které fungují jako polarizační filtry (**obr. 15**).

Složené oko není schopno akomodace, proto se u některých druhů vyskytují 2 typy omatidií různých velikostí: makroomatidia, která zajišťují vidění do dálky a mikroomatidia, která zajišťují vidění na blízko.

Podle dioptrického aparátu, a tím ostrosti vidění dělíme omatidia na:

1. Apoziční - sítnička a celý dioptrický aparát je izolován pigmentovými buňkami, ve kterých jsou pigmentová zrna rovnoměrně rozptýlena. Do omatidia může pronikat jen světlo kolmé či mírně šikmé, ostatní je pohlceno pigmentem. Toto světlo je však ostré. Tento typ je charakteristický pro denní hmyz, protože umožňuje ostré vidění za jasného světla, při setmění za šera však není schopno světlo vnímat.

2. Superpoziční - pigmentová zrna jsou pohyblivá a při snížené viditelnosti se soustředí jen v okolí dioptrického aparátu. Tím jsou pigmentové buňky propustné pro paprsky směřující k sítničce i jiných facet. Takové uspořádání umožňuje vnímat i světlo nízké intenzity, což je typické pro noční hmyz, kdy ke vnímání obrazu stačí málo světla. Ve dne může dojít k rovnoměrnému rozptýlení pigmentu a omatidium pak funguje jako apoziční.

Podle dokonalosti křišťálového kužele rozeznáváme omatidia:

1. eukonní - vyvinut typický křišťálový kužel
2. pseudokonní - křišťálové buňky vylučují průhlednou tekutinu
3. akonní - funkci křišťálového kužele tvoří průhledné buňky

Princip vnímání světla

Vnímání světla je zprostředkováno očním pigmentem, který zajišťuje přeměnu energie fotonu na elektrickou energii nervové soustavy. Oční pigment je chromoprotein zvaný – rhodopsin (**obr. 16**), který se skládá z - retinalu, aldehydu vitamínu A (což je alkohol retinol), konjugovaného s proteinem - opsinem (**obr. 16**). Opsin je transmembránový protein obsažený

v mikrotubulech rhabdomu. 11-cis izomer retinalu je nestabilní a jeho interakce s fotonem způsobuje strukturní změny vedoucí k tvorbě – trans-retinalu a metarhodopsinu. Ten aktivuje - G protein (**obr. 17 a 18**) a iniciuje tak kaskádu druhého posla vedoucí ke změně membránového potenciálu na buňkách retinuly, která vede k vyvolání depolarizace na zrakových nervových buňkách. Tyto buňky vysílají své axony do optických laloků. V prvním neuropilu (lamina) je signál převeden synapsí na interneurony prostřednictvím neurotransmitoru - histaminu a odtud pokračuje do protocerebra (viz kap. 8.3.2.).

Metarhodopsin je pak inaktivován fosforylací a vazbou na další bílkovinu - arrestin. Tento komplex je opět fotosenzitivní (ale na jinou vlnovou délku než rhodopsin) a působením světla dává vznik inaktivnímu rhodopsinu. Ten se aktivuje defosforylací a uvolněním z arrestinu, čímž vzniká aktivní molekula rhodopsinu schopná absorbovat světlo.